

Zur phyletisch-paläontologischen Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs.

Von

Dr. J. Tuzson

Budapest.

Mit 4 Figur im Text.

»Ein wahres Verständnis der Verbreitung der Pflanzen ist nur dann möglich, wenn man die allmähliche Entwicklung derselben zu ermitteln sucht.« Diese leitende Idee ENGLERS¹⁾ fand durch die in seiner »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt« dargelegten Ergebnisse ihre volle Bestätigung, und heute beweist uns schon eine ganze Reihe pflanzengeographischer Monographien, daß die geographische Verteilung der einzelnen systematischen Gruppen und ihrer Einheiten kausal kaum anders erklärt werden kann, als nur auf Grund ihrer Entwicklungsgeschichte, und zwar hauptsächlich durch die Berücksichtigung jener Umwälzungen, welche sich in der Geschichte der Erde und ihrer Pflanzenwelt seit dem Tertiär abspielten.

Wenn die Berücksichtigung der Vergangenheit der einzelnen Verwandtschaftsgruppen bei Erklärung pflanzengeographischer Erscheinungen im Sinne des obigen Satzes von ENGLER nicht entbehrt werden kann, umsomehr muß die Entwicklungsgeschichte bei Beurteilung der systematischen Charakterzüge der einzelnen Verwandtschaftsgruppen in die Wagschale gelegt werden. — Während jedoch die gegenwärtige Verbreitung der Pflanzen hauptsächlich durch die allerletzten Ereignisse der Erdgeschichte bedingt ist, sind die systematischen Charakterzüge ihrer Verwandtschaftsreihen in erster Reihe durch Umstände beeinflußt, welche in jener geologischen Epoche vorhanden waren, aus welcher die betreffende Verwandtschaftsreihe entstammt. In dieser Beziehung sind also für jede Verwandtschaftsgruppe jene Verhältnisse in Betracht zu ziehen, welche sich speziell auf die betreffende Gruppe beziehen.

1/ A. ENGLER, Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, S. IX.

Wenn wir nun die beiden weiteren Sätze ENGLERS, daß nämlich einerseits die Berücksichtigung der verwandtschaftlichen Verhältnisse, und andererseits die Berücksichtigung der Verhältnisse in den früheren geologischen Perioden notwendig sei, zu systematischen Feststellungen anwenden wollen, so werden wir je nach dem Alter der einzelnen Gruppen, bald in diese, bald in jene geologische Epoche geführt, und haben die verschiedensten Verzweigungsstellen des phylogenetischen Stammbaumes der Pflanzen in Betracht zu ziehen.

Um möglichst verlässliche Ergebnisse zu erreichen, müssen also Phylogenie und Paläontologie gemeinsam berücksichtigt werden, und in jenen Fällen, in welchen die Ergebnisse der Phylogenie durch die Befunde der Paläontologie unterstützt werden, ist für systematische Folgerungen eine sichere Grundlage geschaffen; in solchen aber, in welchen dies nicht der Fall ist, wird man sich bloß mit Voraussetzungen begnügen müssen. Gelingt man im ersteren Falle durch die Berücksichtigung der verwandtschaftlichen Verhältnisse und der Vergangenheit der einzelnen Verwandtschaftsreihen zu einem befriedigenden Resultat, so wird man auch im letzteren Falle, nämlich wo die sicheren Beweise noch ausständig sind, sich ein viel klareres Bild der Verhältnisse verschaffen, sobald man Phylogenie und Paläontologie, wenn auch nur voraussetzungsmäßig, aber gemeinsam zu berücksichtigen sucht.

In der vorliegenden Arbeit habe ich den Versuch gemacht, die sicheren Ergebnisse der Paläophytologie mit der auf phylogenetischem Wege feststellbaren Entwicklungsgeschichte der Pflanzen zu vereinbaren, woraus dann die bloß vermutungsweise anzunehmenden Abschnitte der einzelnen Verwandtschaftsreihen sich von selbst ergeben. Die betreffenden Verhältnisse habe ich in Fig. 4 auch graphisch darzustellen gesucht. Die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Betrachtungen möchte ich nun im folgenden zusammenfassen.

Bezüglich jener niedersten Organismen, welche die Erde als allererste bevölkerten, bietet uns die Paläontologie soviel wie nichts. — Die ältesten, bisher bekannten Pflanzenreste stammen aus dem Silur; Coccolithen sowie auch *Nematophycus Hicksii* aber aus dem Cambrium. Diese ältesten Pflanzenreste sind systematisch größtenteils unbestimmbar; sie stammen aber von Pflanzen, welchen im natürlichen System ein schon einer höheren Stufe der Entwicklung entsprechender Platz zukommt.

Diesen silurischen und cambrischen Pflanzen mußte folglich eine ganze Reihe niederer Pflanzen vorangegangen sein; da ja auch die (allerdings noch fragliche) Existenz jener niederen Tiere (Radiolarien), welche als älteste Lebewesen aus dem Präcambrium bekannt sind, ohne mikroskopische Wasserpflanzen undenkbar ist.

Wo und wie die Reihe dieser Organismen ihren Anfang nahm, ist unbekannt: im Präcambrium existierten sie aber schon sicher, und zweifellos

ist es, daß diese primitivsten Formen unbekannter Lebewesen Pflanzen mit selbständiger Assimilationsfähigkeit sein mußten. — Diese Eigenschaft kommt unter den niedersten rezenten Pflanzen den nitrifizierenden Bakterien zu, welche jedoch, im Vergleich zu jenen niedersten Organismen, deren Entstehung den Ausgangspunkt der Lebewesen bilden dürfte, uns noch immer als höher entwickelte Pflanzenformen erscheinen müssen.

Bezüglich der allerersten Abschnitte der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen kann also nur auf phylogenetischer Grundlage folgendes gefolgert werden und zwar: daß dieselben sich wahrscheinlich über die Zeitalter des Cambrium und Präcambrium erstreckten, und ferner, daß sie Organismen beherbergten, welche die untersten Stufen der heutigen Thallophyten bildeten.

Die Gruppe dieser niederen Pflanzen könnte man Protophyten nennen, die betreffende geologische Zeit aber als das Zeitalter der Protophyten.

Diese ist nach oben vom Silur entschieden zu trennen und zwar aus dem Grunde, weil in demselben schon *Bothrodendron* und *Knorria*, somit also — wie dies auch Poronix betont — die Vorfahren der reichen Carbonflora auftraten.

Das mit dem Silur beginnende nächste Zeitalter erstreckt sich über das Devon und Carbon. In demselben entfaltete sich die Gruppe der Archegoniaten und der Paläogymnospermen. Diese könnten den Namen Paläophyten erhalten, die betreffende Epoche aber als Zeitalter der Paläophyten bezeichnet werden.

Dieses Zeitalter ist von dem nächstfolgenden mit dem Abschlusse des Carbon zu trennen, und zwar bestehen die Verschiedenheiten zwischen der Flora des Carbons und des Perm einestheils darin, daß im Perm sehr charakteristische Reihen der Coniferen und Cycadeen ihren Anfang nehmen, und andernteils darin, daß die außerordentlich üppige Vegetation der Lepidodendren, Sigillarien und Calamiten mit dem Carbon fast gänzlich erlischt.

Das dritte Zeitalter beginnt also mit dem Perm und ist besonders durch die Entfaltung der Coniferen ausgezeichnet. Dieses sollte das Zeitalter der Mesophyten und die betreffenden Verwandtschaftsgruppen: Mesophyten genannt werden.

Mit dem Abschlusse des Jura beginnt eine Epoche, welche besonders durch das Erscheinen der Monocotylen und Dicotylen, sowie auch durch das Auftreten der heutigen Genera der Coniferen von der vorigen sehr bedeutend absticht. Diese soll Zeitalter der Kainophyten und die betreffenden Pflanzengruppen Kainophyten genannt werden.

Vergleichen wir die obige entwicklungsgeschichtliche Einteilung mit den Abschnitten der auf zoologischen Grundlagen beruhenden Einteilung der

Erdgeschichte, so ergibt sich in auffallender Weise, daß die Wendepunkte der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen mit jenen der Tiere sich nicht decken, sondern daß in den zwei letzten Zeitaltern, bezüglich deren uns die betreffenden geologischen Formationen die meisten bestimmbareren Fossilien darbieten, den Änderungen der Tierwelt, die entsprechenden Änderungen der Pflanzenwelt vorangegangen sind.

Diese Verhältnisse erfordern also, daß aus botanischen Gesichtspunkten und speziell für die Zwecke der botanischen Systematik und Entwicklungsgeschichte die auf zoologischer Grundlage beruhende Abgrenzung der einzelnen geologischen Zeitalter entsprechend abgeändert werde.

Die Einteilung, den Zeitabschnitt von der Kreide bis zur Jetztzeit als Zeitalter der *Dicotyledoneae* abzusondern, wurde schon von PORONIÉ¹⁾ gemacht. Außerdem bezeichnete PORONIÉ den Abschnitt vom Rotliegenden angefangen zurück bis zum Cambrium als Zeitalter der »Zoidiogamen«. Den zwischen diesen beiden fallenden aus dem Jura, Trias und Zechstein bestehenden Intervall ließ er dagegen unbezeichnet.

Die auf den im vorigen angegebenen entwicklungsgeschichtlichen Momenten basierende Abgrenzung der geologischen Zeitalter verhält sich nun zu den zoologischen Abgrenzungen folgendermaßen:

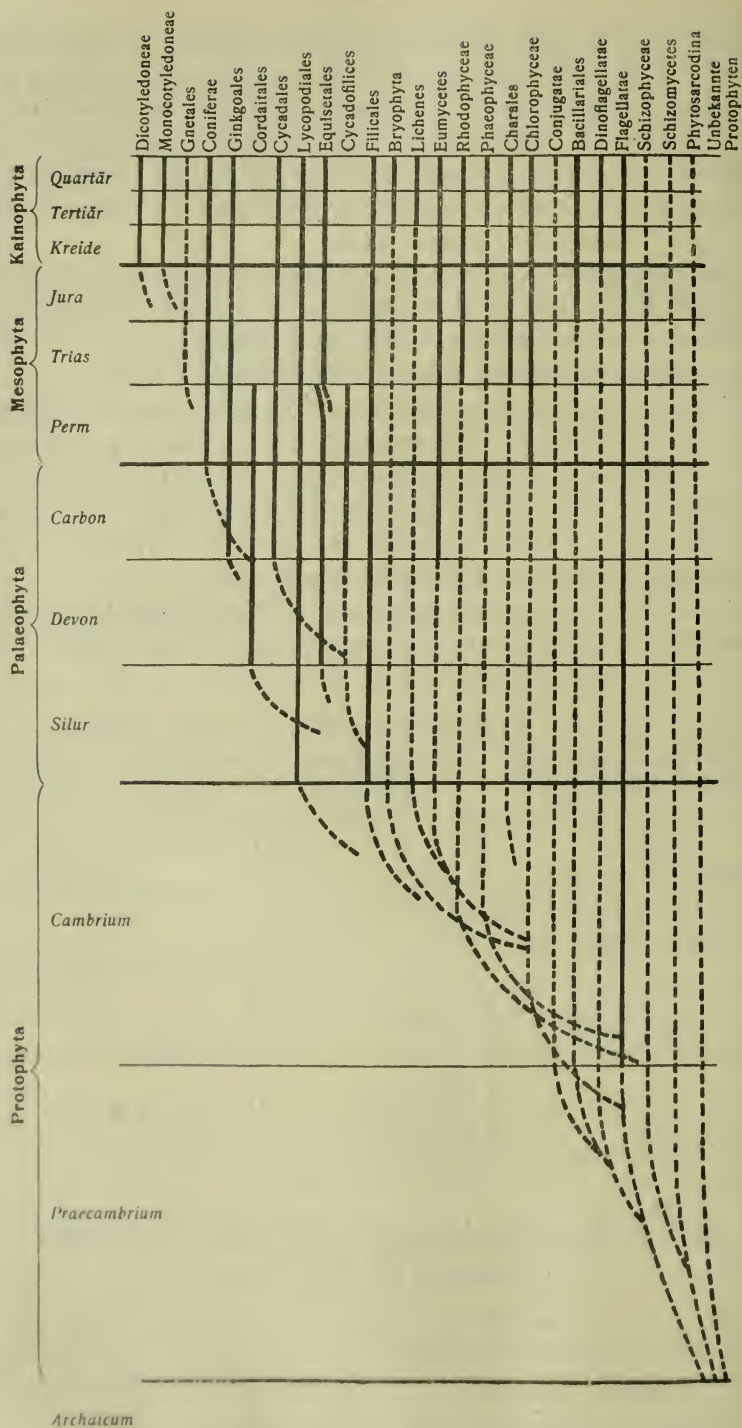
Abschnitte der Entwicklungs- geschichte der Tierwelt	Geologische For- mationen	Abschnitte der Entwicklungs- geschichte der Pflanzenwelt
<i>Kainoxoa</i> Plazentale Säugetiere	Quartär Tertiär Kreide	<i>Kainophyta</i> Monocotylen und Dicotylen
<i>Mesoxoa</i> Saurier	Jura Trias Perm	<i>Mesophyta</i> Gymnospermen
<i>Palaeoxoa</i> Panzerfische und Trilobiten	Carbon Devon Silur	<i>Palaeophyta</i> (Archegoniaten)
<i>Eoxoa</i> Azoicum	Cambrium Präcambrium Archaicum	<i>Protophyta</i> (Thallophyten) Aphyticum

Systematische Charakterisierung der einzelnen Zeitalter.

1. Zeitalter der Protophyten.

Wie aus der vorangehenden Erläuterung hervorgeht, kann die Verwertung der Angaben der Paläophytologie für systematische Feststellungen — mit Ausnahme der schon aus dem Cambrium angegebenen Coccolithen

¹⁾ PORONIÉ, H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, 1899, S. 8.



— bloß bezüglich jener Verwandtschaftsgruppen in Betracht kommen, deren Vertreter, vom Silur angefangen, bekannt sind. Dies sind höher entwickelte Pflanzen, namentlich solche, deren resistendere Körperteile in mehr oder weniger erkennbarem Zustande erhalten bleiben konnten. Auf jene Verwandtschaftsgruppen dagegen, welche vor dem Silur existieren mußten, kann bloß auf Grund der Phylogenie beiläufig gefolgert werden.

In diesem Sinne dürften die Protophyten aus solchen Verwandtschaftsgruppen bestanden haben, welche den *Phytosarcodinae*, *Bacteria*, *Flagellatae* und den niederen Flagellatoiden, Formen der *Chlorophyceae*, *Phaeophyceae*, den Ausgangsformen der *Rhodophyceae* und den *Cyanophyceae* im systematischen Werte nahe standen. — Diese Gruppen der Protophyten ergeben sich auch aus der graphischen Darstellung in Fig. 4, in welcher die auf Grund phylogenetischer Erwägungen bestimmten unteren Abschnitte dieser Verwandtschaftsgruppen in das Zeitalter der Protophyten hineinfallen. (Über das Diagramm siehe näheres am Schlusse dieses Aufsatzes.)

2. Zeitalter der Paläophyten.

Zwei Verwandtschaftsgruppen der gegenwärtigen Flora, nämlich die *Filicales* und *Lycopodiales*, sowie auch die paläophyten Formen der *Ginkgoales* existierten schon in diesem Zeitalter, und außer diesen auch die den *Equisetales* zugezogenen Calamiten. Während jedoch besonders die rezenten *Lycopodiales*, nämlich *Lycopodium* und *Selaginella*, mit einigen Formen des Paläophyticums lückenlos verbunden sind, scheint die Reihe der heutigen Schachtelhalme mit der Trias abgeschlossen zu sein, und die Calamiten des Paläophyticums bilden eine von diesen verschiedene eigenartige Gruppe. Nicht minder sind auch die Farne und *Ginkgo*-artigen Pflanzen dieses Zeitalters von den rezenten Gruppen dieser Pflanzen, wenn auch nicht in dem Maße, jedoch ebenfalls verschieden.

Typische, im Perm aber verschwindende Verwandtschaftsgruppen dieses Zeitalters sind die *Cycadofilices* und *Cordaitales*.

Ob und welche Formen der *Bryophyta* und sämtlicher *Thallophyta* unter den Paläophyten Platz nahmen, ist unbekannt; bestimmbare Reste dieser Pflanzen fehlen, mit Ausnahme der *Flagellatae* (Coccolithen) und *Eumycetes*, fast gänzlich.

3. Zeitalter der Mesophyten.

Als dominierende Pflanzen dieses Zeitalters sind aus der Gruppe der höheren Pflanzen entschieden die *Gymnospermae* zu betrachten. Mit den Cycaditen, Zamiten, teilweise schon im Carbon beginnend, entfaltet sich und erreicht im Jura die Verwandtschaftsreihe der *Cycadales* ihren Höhepunkt. Zu diesen gesellt sich die eigenartige Gruppe der mesophyten *Coniferae*, wie *Walchia*, *Voltzia*, *Ullmannia*, *Brachyphyllum*, *Leptostrobus* usw., und die Vorfahren der rezenten *Araucaria* und *Agathis*.

Von den niederen Pflanzen sind aus den Schichten des Mesophyticums besonders die *Eumyceetes*, *Charales*, *Rhodophyceae*, *Chlorophyceae*, *Bacillariales* und die *Flagellatae* nachgewiesen. Die Voraussetzung, daß auch die anderen Verwandtschaftsreihen der heutigen niederen Pflanzen im Mesophyticum vorgekommen sein mögen, wird durch phylogenetische Auffassungen unbedingt gefordert.

Durch die erwähnten *Gymnospermae* wird das Mesophyticum vom Paläophyticum auffallend verschieden, ebenso aber auch dadurch, daß die aus Calamiten, *Sigillaria*, *Lepidodendron*, *Cordaitales* und *Cycadofilices* bestehende üppige Vegetation des Paläophyticums größtenteils erlischt, bzw. die Vertreter dieser Gruppen sich im Mesophyticum nur hier und da auffinden lassen.

4. Zeitalter der Kainophyten.

Die Absonderung dieses, mit der Kreide beginnenden Zeitalters wird in erster Reihe durch das Auftreten der *Monocotyledoneae* und *Dicotyledoneae* bedingt.

In diesem Abschnitte der Entwicklungsgeschichte setzen sich die Verwandtschaftsreihen der mesophyten *Coniferae*, *Ginkgoales*, *Cycadales*, *Filices* usw. ununterbrochen fort. Die kainophyten Genera dieser Gruppen weichen jedoch von den mesophyten Vorfahren derselben bedeutend ab, und verleihen z. B. die kainophyten Genera der *Coniferae*, wie *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Sequoia*, *Taxodium*, usw. nebst den *Mono-* und *Dicotyledoneae* dem Kainophyticum einen unverkennbar einheitlichen Charakter.

Spezielle Betrachtung der einzelnen Verwandtschaftsreihen.

Die Entwicklung und Absonderung der Verwandtschaftsreihen ist in erster Reihe von dem Alter derselben abhängig. Dementsprechend sind solche Verwandtschaftsgruppen, welche isoliert stehen, älter als jene, welche mit anderen verwandten Gruppen durch Übergangsformen verbunden sind. — Ferner scheint es auch eine allgemeine Regel zu sein, daß die Arten jüngerer, sich in Entwicklung befindlicher Gruppen viel mehr geeignet sind zu variieren, sich in neue systematische Einheiten zu spalten, als dies bei den älteren Verwandtschaftsreihen der Fall ist. Somit ist die isolierte systematische Stellung und Variationsfähigkeit je ein wichtiger Wegweiser bei Beurteilung des Alters und umgekehrt. —

In dieser Beziehung können die systematischen Eigenschaften der einzelnen Verwandtschaftsgruppen nur durch die entsprechende Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte erklärt werden.

Wenn wir aus diesen Gesichtspunkten die einzelnen Verwandtschaftsgruppen zu beurteilen suchen, so ergibt sich, daß die rezenten Vertreter der Paläophyten und Mesophyten wie z. B. *Araucaria* und in etwas ge-

ringerem Maße auch die anderen *Coniferae*, ferner *Ginkgo*, *Cycas*, *Lycopodium*, *Equisetum*, gewissermaßen die *Filicales*, dann die *Charales*, durch ihre isolierte Stellung im System und Konstanz ihrer Arten in der Tat besonders ausgezeichnet sind.

Dagegen sind in dieser Beziehung die Gruppen der Kainophyten, in erster Reihe jene der *Monocotyledoneae* und der *Dicotyledoneae* durch starke Variabilität der Arten, und durch ihre sehr zahlreiche Arten enthaltende, ausgedehnte, mit einander fast ununterbrochen verbundenen Verwandtschaftsreihen von den ebenfalls rezenten, jedoch aus dem Paläo- und Mesophyticum abstammenden Gruppen auffallend verschieden. (Selbstverständlich lassen sich die erwähnten Sätze auf kleinere systematische Gruppen ebenfalls anwenden.)

Diese Verhältnisse scheinen besonders auf die Gruppen der höheren Pflanzen mit selbständiger Lebensweise beschränkt zu sein; während die niederen Pflanzen, deren Existenz an ein gewisses Substrat gebunden ist, und besonders jene, welche ohne Chlorophyll, die Fähigkeit der selbständigen Assimilation entbehren, durch andere Faktoren beherrscht zu sein scheinen. Diese sind, trotz ihrem aus phylogenetischen Gründen und auch auf Grund paläontologischer Beweise zweifellos hohen Alter, doch außerordentlich variabel, und enthalten eine außerordentlich hohe Anzahl von Arten, welche erst in den letzteren Abschnitten ihrer Entwicklungsgeschichte entstanden sind. — Diese scheinen durch die physiologischen Verhältnisse so tief eingreifend beherrscht zu sein, daß sie zufolge solcher Einflüsse derart variieren, wie dies z. B., zufolge der Einflüsse verschiedener Kulturmethoden, die Kulturpflanzen aufweisen.

Daß gewisse Gruppen der höheren Meso- und Paläophyten sich im späteren Verlauf ihrer Entwicklungsgeschichte durch neue Verzweigungen gewissermaßen verjüngt haben, geht aus den Verhältnissen mancher Gruppen der gegenwärtigen Flora ebenfalls hervor.

4. Unbekannte Protophyten.

Die Annahme einer Gruppe niederster Organismen, deren Formen am Anfange des Protophyticums als Ausgangspunkte der höheren Protophyten dienten, muß unbedingt angenommen werden. Und nachdem die Gesetze der Natur in den früheren Epochen der Erde gewiß dieselben waren, wie jetzt, ist die Annahme, daß solche unbekannte, unendlich einfach gebaute Ausgangsformen der Protophyten auch heute existieren, sehr wahrscheinlich.

2. Phytosarcodina, Schizomycetes, Schizophyceae, Conjugatae.

Wenn ich diese heterogenen Verwandtschaftsgruppen hier zusammenfasse, geschieht es nur deshalb, weil die Paläophytologie uns über dieselben in gleicher Weise kaum etwas bietet. — Infolge ihres zarten, leicht zerstörbaren Körpers blieben sie in Gesteinen nicht erhalten, oder mindestens

nicht so, daß man sie sicher bestimmen könnte. Bakterien sind zwar öfters beschrieben worden, so auch aus älteren geologischen Schichten, bis zum Carbon. Die betreffenden Gebilde sind aber einestheils gewiß unbestimmbar, andernteils aber auch dadurch fraglich, weil Bakterien durch Infiltration auch nachträglich an den verborgensten Stellen sich einnisten können. —

Daß eine hohe Anzahl der rezenten Arten der Bakterien erst im Kainophyticum entstand, steht außer Zweifel. Sie konnten nämlich nur dann entstanden sein, als die Verwandtschaftsreihen jener rezenten Tiere und Pflanzen, an welche ihre Existenz gebunden ist, sich schon entfaltet hatten. Diesbezüglich wären bloß die kosmopoliten Gruppen bzw. Arten, und hauptsächlich jene schon erwähnten Bakterien anders aufzufassen, welche durch die Fähigkeit der selbständigen Assimilation ausgezeichnet sind, und welche demnach unter den allerersten Protophyten der Erde eine Rolle gespielt haben können.

Noch mehr als über die *Schizomycetes* vermissen wir paläontologische Angaben über die *Phytosarcodinae* und die *Schizophyceae*. Ich zog deshalb im Diagramm der Taf. I die Linie dieser Gruppen, sowie auch jener der *Conjugatae* bloß mit Rücksicht auf ihre Phylogenie zurück bis ins Protophyticum.

3. Flagellatae, Dinoflagellatae, Bacillariales.

Diese nahe verwandten Gruppen sind mit einander entwicklungsgeschichtlich eng verbunden. Bezüglich der *Flagellatae* bieten uns die Cocolithen, deren Vorkommen bis zum Cambrium festgestellt ist, die einzigen, und zwar wie es aus der Abhandlung LOHMANN¹⁾ zu entnehmen ist, verlässlichen Anhaltspunkte. Ihr Vorkommen in den ältesten Formationen ist auch aus phylogenetischen Gesichtspunkten vollkommen begründet. Die Reihe der *Flagellatae* zieht sich also gewiß bis in das Protophyticum hinein, und bildet den Stamm der in verschiedenen Höhen inserierten Zweige einer Anzahl der Verwandtschaftsreihen höher entwickelter Thallophyten. Wahrscheinlich stammen die jetzt isoliert stehenden Phytosarcodinen ebenfalls von den Flagellaten ab.

Merkwürdig ist das gänzliche Fehlen der *Bacillariales* aus den älteren Formationen, was uns umso mehr auffallen muß, als diese Organismen bekanntlich zur Erhaltung besonders geeignet sind. — Sie sind, nur vom Jura angefangen bekannt. Ob die ihnen ähnlichen Baktrillien, welche im Jura und der Trias vorkommen, ihre Vorfahren waren, ist zweifelhaft.

Das Vorkommen der *Dinoflagellatae* ist auf Grund der Angaben von EHRENBURG²⁾, bis zur Kreide als bestimmt zu betrachten. EHRENBURG³⁾ gibt

1) LOHMANN, H., Die Cocolithophoridae, Arch. f. Protistenkunde, 1902, S. 89.

2) EHRENBURG, Ch., Mikrogeologie, 1854, Taf. XXXVII, Fig. VII.

3) EHRENBURG, Ch., d. 8. Taf. XXXVII, Fig. XII, 3.

zwar Peridininien auch aus der Steinkohle Sachsens (Potschappel) an, die betreffenden Einschlüsse sind jedoch zur sicheren Bestimmung kaum geeignet.

4. Chlorophyceae, Charales, Phaeophyceae, Rhodophyceae.

Die Algen gehören entschieden zu den ältesten Pflanzen der Erde. — Ihr Nachweis ist jedoch sehr schwierig, einesteils weil ihre schlecht erhaltenen fossilen Reste für genauere Bestimmungen kaum etwas darbieten; andernteils aber gibt es eine große Anzahl von Gebilden in den sedimentären Gesteinen, besonders der älteren Formationen, welche sehr algenähnlich gestaltet sind, jedoch wie es NATHORST und andere¹⁾ nachgewiesen haben, bloß als Pseudofossilien gelten. Sicher bestimmbare Reste der *Dasycladaceae* (*Siphoneae verticillatae*) sind vom Perm angefangen bekannt. Dieselben scheinen aber, wie es aus mehreren Publikationen zu entnehmen ist, schon im Paläophyticum aufgetreten zu sein²⁾. — Nach genauerer Bestimmung dieser älteren Fossilien wird die Linie der *Chlorophyceae* in unserem Diagramm wohl weiter nach unten verlängert werden müssen. Auf Grund der bisher vom Silur an beschriebenen Reste kann dies aber vorderhand nicht mit Bestimmtheit geschehen.

Gewissermaßen sicher bestimmbare *Phaeophyceae* sind bloß aus dem Tertiär bekannt, die aus den älteren Formationen aufgezählten fossilen sind zweifelhaft.

Fossile *Rhodophyceae* und zwar Lithothamnien kommen an der Trias schon sicher vor. Spuren dieser Algen sollen zwar schon im Carbon vorkommen, das bedarf jedoch noch eingehender Revision.

An dieser Stelle sei bemerkt, daß *Nematophycus Hicksii*, in dessen Fragmenten PORONÉ (Pflanzenpaläontologie, S. 60) die Reste mächtiger Fucaceenstämme zu erblicken sucht, und den auch SOLMS-LAUBACH (Paläophytologie, S. 47) als zu Fucaceen gehörend zu betrachten geneigt ist, der beste vermeintliche Algenrest wäre. Mit den Auffassungen der Phylogenie ist das Vorhandensein der Algen im Silur, wie dies auch aus dem Diagramm in Fig. 4 zu entnehmen ist, in vollem Einklange; da aber *Nematophycus Hicksii* ein unbestimmbares Fragment ist, fehlen die diesbezüglichen paläontologischen Beweise gänzlich.

Die eigenartige, ganz isoliert dastehende Gruppe der *Charales* gehört eher zu den Gruppen des Mesophyticums. Fossile Reste dieser Algen

1) SCHENK, A., Paläophytologie, S. 233.

2) SOLMS-LAUBACH, H. Graf, Paläophytologie, 1887, S. 38—44; STOLLEY, E., Arch. Anthropol. u. Geol. Schlesw.-Holst. Bd. I u. III; GORTANI, M., Contrib. allo stud. del l'eraozoico carnico. I. La fauna permo-carbonifera del col Mezzodi presso Forni Avoltri. Bol. Soc. Geol. Ital. 42. 1906, S. 7; SCHUBERT, R. J., Zur Geologie des österr. Velebit. Abh. d. Geol. Reichsanst. 49^{er} 8, S. 382. — Außerdem verfüge ich über zur Untersuchung vorbereitete Dünnschliffe aus dem Kohlenkalk vom Bükk-Gebirge (Ungarn), welche ebenfalls hierher gehörende Algenreste versprechen.

sind von der Trias angefangen bekannt, was sich mit der isolierten systematischen Stellung dieser Pflanzen gut vereinbaren läßt.

5. Eumycetes, Lichenes, Bryophyta.

Die rezenten Arten der Pilze sind ebenso, wie es bezüglich der *Schizomyces* erwähnt wurde, größtenteils im Kainophyticum entstanden, durch Anpassung an die betreffenden Substrate. — Daß jedoch Pilze schon im Paläophyticum vorkommen, kann nicht nur auf Grund ihrer Phylogenie gefolgert werden, sondern ist durch das Vorkommen vom Mycel und Fruchtkörperteilen in und auf den Resten von Paläophyten, auch paläontologisch nachgewiesen.

Flechten konnten, seitdem Pilze und Algen existierten, wann immer zustande gekommen sein. Ihre fossilen Reste aber sind bloß vom Tertiär angefangen bekannt.

Sicher bestimmbare Reste der Moose, und zwar sowohl der Leber- als der Laubmoose sind ebenfalls bloß vom Tertiär angefangen bekannt, obzwar die systematischen Charakterzüge dieser Pflanzen entschieden auf einen älteren Ursprung schließen lassen.

6. Filicales, Cycadofilices, Cycadales, Ginkgoales, Cordaitales, Coniferae, Gnetales.

Diese Verwandtschaftsgruppen sind entwicklungsgeschichtlich fast untrennbar. Als ihre Vorfahren sind, soweit auf diese aus paläontologischen Angaben und auf Grund ihrer Phylogenie gefolgert werden kann, die paläophyten *Filicales* zu betrachten. Diese erscheinen schon im Silur, und erreichten ihren Höhenpunkt im Carbon. — Schon früher aber spalteten sich die *Filicales* in mehrere Verwandtschaftszweige. Als unmittelbar verwandte Gruppen entfalteten sich aus denselben die *Cycadofilices*, aus den letzteren die *Cycadales* und durch Vermittelung unbekannter Verbindungsreihen wahrscheinlich auch die *Ginkgoales* und *Cordaitales*. Mit den letzteren scheint die Entfaltung der Verwandtschaftsreihe der Coniferen in engerem Zusammenhange zu stehen¹⁾. Unter diesen bildeten die *Araucariaceae* die älteste Gruppe.

Sicher bestimmbare fossile Reste der *Gnetales* wurden bis jetzt nicht gefunden. Auf Grund ihrer isolierten Stellung und anderer systematischer Eigenschaften scheinen sie aus dem Mesophyticum abzustammen.

7. Lycopodiales, Equisetales.

Die Entwicklungsgeschichte der *Lycopodiales* verläuft mit jener der *Filicales* fast parallel. Sie scheinen jedoch schon in den älteren Perioden

¹⁾ Diesbez. s. näheres in Tuzson, J., Die fossilen Pflanzenreste der Balatonseeregend, 1909, S. 40.

eine ziemlich isolierte Gruppe gewesen zu sein, und eine Neigung zu Verzweigungen, wie dies bei den *Filicales* in den früheren Perioden vorkam, ist weder auf phylogenetischer, noch auf paläontologischer Grundlage nachweisbar. — Folglich dürfte die Verwandtschaftsreihe der *Lycopodiales* noch älter sein, als jene der *Filicales*. Im Silur kommen schon die Reste von Vertretern beider Gruppen vor.

Lycopodium und *Selaginella* ziehen sich bis zum Carbon zurück¹⁾. *Isoetes* ist aber fossil bloß aus dem Tertiär bekannt.

Die *Calamariales* des Paläophyticums und des Perm sind in ihren Beziehungen zu den *Euequisetales* zweifelhaft, da die ersteren von den letzteren nicht nur durch ihre anders gestalteten Blätter und das ausgiebige sekundäre Dickenwachstum ihres Stammes, sondern auch durch ihre Heterosporie bedeutend verschieden sind. — Die *Calamariales* waren entschieden höher entwickelte Pflanzen als die *Euequisetales*, welche erst im Trias auftreten und vermutlich aus einer unbekannten, mit den *Calamariales* zwar in näherer Beziehung stehenden, nicht aber ihre direkte Fortsetzung bildenden Verwandtschaftsreihe abstammen.

8. Monocotyledoneae, Dicotyledoneae.

Während die Verwandtschaftsreihen der *Archegoniatae* und auch jene der *Gymnospermae* durch Verbindungsreihen oder mindestens durch nähere phylogenetische Beziehungen mit einander mehr-weniger zusammenhängen, nehmen im System die im Kainophyticum erscheinenden *Monocotyledoneae* und *Dicotyledoneae* je eine vollkommen isolierte Stellung ein. — Welche von diesen Verwandtschaftsreihen älter ist, kann mit Bestimmtheit nicht beantwortet werden. Die fossilen Reste beider Gruppen treten in der Kreide plötzlich und fast zu gleicher Zeit auf. Diesbezüglich darf übrigens nicht außer acht gelassen werden, daß wir schon in den ersten fossilen Resten dieser Gruppen hochentwickelte Formen, wie Palmen, *Artocarpus* und die zwar näher kaum bestimmbaren, jedoch entschieden zu den höherentwickelten *Dicotyledoneae* gehörenden Reste der Potomac-Formation vor uns haben; so daß wir auf Grund dieser Fossilien über das Alter dieser beiden Gruppen ein Urteil auszusprechen kaum berechtigt sind. —

Auf Grundlage der Phylogenie der rezenten *Mono-* und *Dicotyledoneae* ist man bisher in dieser Beziehung wohl ebenfalls nicht weiter gelangt, als bis zu Kombinationen von sehr zweifelhaftem Werte. — Die Ansichten WETTSTEINS²⁾, SCHENKS³⁾ und anderer, nach welchen die *Monocotyledoneae* die jüngere Verwandtschaftsreihe seien, werden durch die Angaben der Paläontologie wenigstens scheinbar unterstützt. Fossile Reste monocotyler

1) *Lycopodites Milleri* Salt. aus dem Devon dürfte vielleicht zu *Lycopodium* gehören, bestimmt ist es aber nicht.

2) WETTSTEIN, R., Handbuch d. Syst. Bot. II. S. 493.

3) SCHENK, A., Paläophytologie, S. 359.

Pflanzen treten nämlich etwas später und in geringerer Anzahl auf, als Reste der *Dicotyledoneae*. Die Beweiskraft dieses Umstandes wird jedoch, durch das vorher Erwähnte, sehr abgeschwächt.

Beide Gruppen befinden sich im aufsteigenden Abschnitte ihrer Entwicklung; was in der hohen Anzahl der Arten, in der Variabilität und in der Fähigkeit zur Kreuzung derselben sehr deutlich zum Ausdruck gelangt.

Besonders aber ist dies der Fall bei den *Dicotyledoneae*, bei den *Monocotyledoneae* dagegen im allgemeinen weniger. Die an und für sich kleinere Gruppe der *Monocotyledoneae* gliedert sich in Reihen und Familien, welche von einander durch größere Lücken getrennt sind, als dies im allgemeinen bei den einzelnen Verwandtschaftsgruppen der *Dicotyledoneae* wahrzunehmen ist. Aus diesem Umstande ist darauf zu schließen, daß die rezente Gruppe der *Monocotyledoneae* älter ist.

Einige Bemerkungen zur Textfigur (S. 465).

In Figur 4 sind mit den vertikalen Linien die Äste des vermutlichen Stammbaumes des Pflanzenreichs dargestellt, mit dem horizontalen dagegen die einzelnen geologischen Formationen. Die ungleiche Breite der die letzteren darstellenden Zwischenräume ergab sich aus einer phylogenetisch annehmbaren Verzweigungs-Reihenfolge der einzelnen Verwandtschaftsgruppen. — Hierbei wurden also einestheils die Angaben der Paläontologie, andernteils aber die Folgerungen der Phylogenie für maßgebend angenommen.

Die voll ausgezogenen Linienabschnitte der Verwandtschaftsreihen beziehen sich auf die Befunde der Paläontologie; die punktierten dagegen auf jene Abschnitte der einzelnen Reihen, die sich aus phylogenetischer Auffassung ergeben. Der Verlauf der punktierten Linien ist demzufolge unabhängig von den betreffenden geologischen Formationen bestimmt worden; und so bedeuten die punktiert gezogenen unteren Endungen z. B. der Linien der *Mono-* und *Dicotyledoneae* bloß so viel, daß die Vorfahren derselben schon vor der Kreide existiert haben mußten. Ob diese aber im Jura oder in einer noch unbekannten, zwischen Kreide und Jura fallenden Formation lebten, und wo überhaupt die Abzweigung dieser zwei Gruppen zu suchen sei, das soll durch den Verlauf der punktierten Linienabschnitte nicht als beantwortet betrachtet werden.

Die einzelnen geologischen Formationen wurden als Einheiten behandelt, und ob die betreffenden Pflanzenreste im oberen, mittleren oder unteren Teile der betreffenden Formationen aufgefunden wurden, ist außer acht gelassen worden. Die Rechtfertigung dafür ist darin zu suchen, daß die Angaben der Paläontologie und Geologie diesbezüglich öfters unsicher sind.

Die *Sphenophyllales* und *Bennettitales* sind, als systematisch noch nicht entsprechend bekannte Klassen, nicht aufgenommen worden. Dagegen sind die *Lichenes*, als eine zwar nicht selbständige, jedoch charakteristische Gruppe, von den Pilzen abgesondert in Betracht gezogen worden. —